

**ÉVOLUTION.** — *Relations entre l'espèce, structure dissipatrice biologique, et l'écosystème, structure dissipatrice écologique. Contribution à la théorie de l'évolution des systèmes non-en équilibre.* Note de **Christian C. Emig**, présentée par Jean-Marie Pères.

Les systèmes biologiques (individu, population, espèce) sont étroitement associés aux systèmes écologiques (niche individuelle, niche de population, écosystème, biosphère); les interactions, liées à des facteurs multiples, externes et internes, permettent d'expliquer l'évolution de ces systèmes, notamment espèce et écosystème. Le taux de survie et d'extinction de ces deux dèmes est régi par la biosphère, tandis que leur taux de spéciation dépend des systèmes qu'ils englobent.

**EVOLUTION.** — Relationships between species, as biological dissipative structure, and ecosystem, as ecological dissipative structure. Contribution to the non-equilibrium approach of evolution.

*The biological demes (individual, population, species) and the related ecological demes (individual niche, population niche, ecosystem, biosphere) have close relationships; their interactions under various extrinsic and intrinsic factors may specify the evolution of these demes, especially species and ecosystem. The rate of survival and extinction of both latter demes is governed by the biosphere, while their rate of speciation depends on the demes that both demes include.*

Que l'évolution conduise à une hiérarchie est un fait généralement admis ([1] à [3]), et en termes de thermodynamique, la spéciation, « ordering under fluctuations » ([4], [5]) est un phénomène irréversible propre aux structures dissipatrices se maintenant éloignées du point critique d'équilibre (climax ou « steady-state »). Les structures dissipatrices biologiques actuellement reconnues et définies ([6] à [9]) sont l'individu, la population et l'espèce, qui sont des dèmes partiellement clos, car limités par un contenu défini et une généalogie unique, contrairement aux systèmes non équilibrés typiques qui sont toujours ouverts. Chacun de ces dèmes biologiques étant intimement inséré dans son environnement, il est nécessaire de le situer dans son système écologique (*fig.*).

Un système écologique comprend des facteurs biotiques (externes et internes) et abiotiques donnés, et des structures dissipatrices biologiques, réagissant entre elles sous l'influence de ces facteurs; ainsi, les systèmes écologiques, en tant que structures dissipatrices, sont-ils plus ouverts que les systèmes biologiques, mais sans l'être ouvert totalement parce qu'incluant justement des systèmes biologiques.

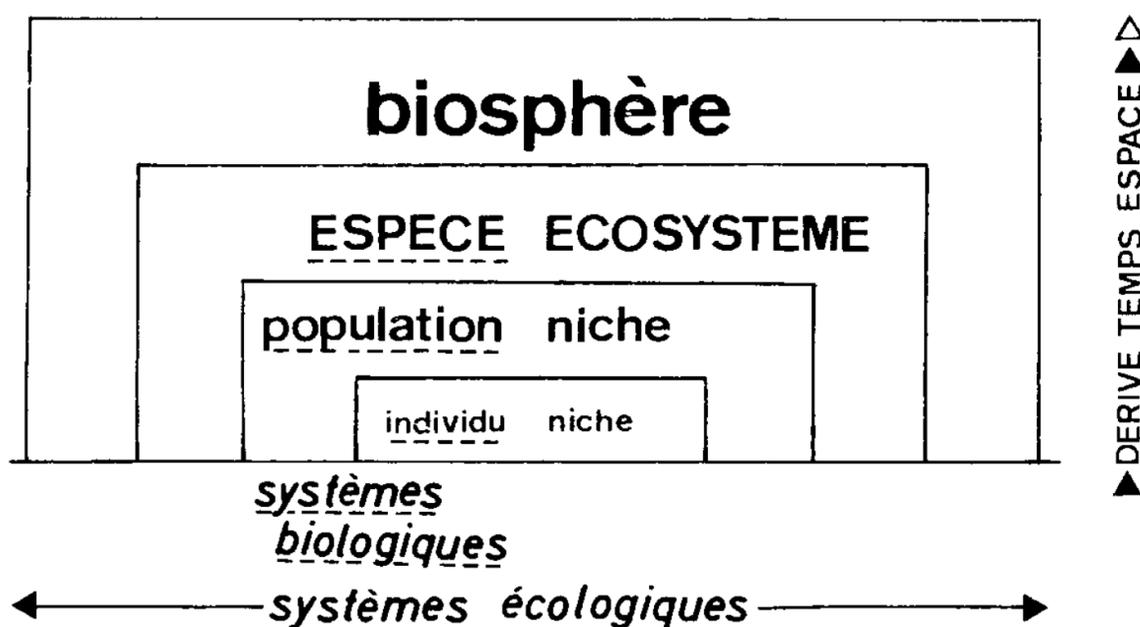


Schéma simplifié des relations  
entre systèmes biologiques et systèmes écologiques.

*Simplified diagram showing the relationships  
between biological systems and ecological systems.*

L'écosystème pris comme unité de référence peut être défini comme suit : Ecosystème = Biocoenose + Biotope [10]. La définition d'origine de la biocoenose [11] est : « Groupement d'êtres vivants correspondant par sa composition, par le nombre des espèces et des individus, à certaines conditions moyennes de milieu, groupement d'êtres qui sont liés par une dépendance réciproque et qui se maintiennent en se reproduisant dans un certain endroit de façon permanente ». Cette définition s'applique aux seules structures dissipatrices biologiques : aux populations d'espèces dans un écosystème local (c'est-à-dire dans un lieu donné) et aux espèces elles-mêmes dans un écosystème global. Ceci permet de lever toute ambiguïté sur l'utilisation du terme espèce, sans exclure qu'une espèce puisse être spécifique d'un écosystème local, par processus de spéciation que nous développerons plus loin. Le biotope est défini [10] comme étant « l'espace de vie dans lequel il y a potentialité d'existence d'une biocoenose déterminée, même si cette dernière ne se réalise pas pleinement » : il correspond aux facteurs biotiques et abiotiques agissant sur les populations composant la biocoenose, et donc à l'ensemble des niches de ces populations.

Tout écosystème tend vers un état d'entropie maximale et un taux de production d'entropie maximale [9]; ceci, dans tout système non-en équilibre, se traduit par des potentialités constantes de spéciation. En d'autres termes, l'écosystème tend vers un accroissement de la richesse spécifique, elle-même corrélée à la diversité [12]. Or, par définition, chaque système tendant vers le climax doit acquérir activement puis conserver l'énergie : l'écosystème fonctionne donc par succession de chocs couplés tendant à s'amortir pour aboutir à un état de stabilité maximale ou climax [9], proche de l'état d'équilibre, qui rend le système autonome, la production d'entropie y atteignant alors une valeur minimale [5]. Mais, tant qu'un système n'a pas atteint cette autonomie, il agit sur les systèmes voisins et réagit à ceux-ci. Cette définition de l'écosystème, traduite en terme de thermodynamique, rejoint celles, classiques, données précédemment ([10], [13]).

L'écosystème, comme tout système, n'existe que tant que le taux auquel l'énergie est assimilée est supérieur ou égal au taux auquel elle est dissipée [9]. Dans un système non-en équilibre, le flux énergétique tendra à s'accroître en quantité [9]; au contraire, toute modification qualitative, si elle dépasse l'intervalle de tolérance du système, entraînera une disparition ou une spéciation; ceci peut résulter par exemple de la prédation, de la compétition, ou d'une modification des facteurs externes (changement climatique, effet de la pollution, ...).

En nous limitant au couple espèce-écosystème, nous pouvons faire les remarques suivantes :

1. De même qu'un individu et une population sont identifiés par rapport aux caractères taxonomiques d'une espèce, un écosystème local n'est identifiable que par rapport aux caractères « taxonomiques » de l'écosystème global auquel il est référentiel.

2. Une espèce sténotope se définit en général par rapport à un écosystème global, une espèce eurytope à deux ou plusieurs écosystèmes. Un écosystème est caractérisé par sa richesse spécifique et par sa diversité. Ces conditions sont nécessaires mais non suffisantes, car chaque espèce ou écosystème possède aussi des caractéristiques propres, et dont l'analyse doit se faire en fonction du temps et de l'espace, c'est-à-dire en fonction de l'état et de l'évolution du dème par rapport à son climax, et donc de sa capacité d'intégrer et de conserver l'énergie acquise.

3. Comme pour les espèces, la comparaison entre les écosystèmes et leur classification en catégories d'ordres supérieurs devra se fonder sur l'analyse cladistique des caractères (pour méthodologie, voir [14], [15]).

4. La dynamique spatio-temporelle des espèces et écosystèmes s'inscrit de façon similaire dans le temps « géologique » qui est celui de la biosphère, elle-même subdivisée en domaines marin, dulçaquicole et terrestre [10], dont ces deux dèmes sont des sous-systèmes et auquel leur survie est directement liée. La disparition d'un écosystème, entraînant l'extinction de tout ou partie des espèces sténotopes, dépend essentiellement des facteurs externes à l'écosystème, liés à la biosphère, quand ceux-ci dépassent le degré de tolérance du système affecté, Mais on ne peut exclure d'autres possibilités d'extinctions d'espèces, voire d'écosystèmes, liées aux systèmes biologiques eux-mêmes (prédation, compétition, maladie, ...). En général, les extinctions sont le fait de perturbations à très grande échelle, car des modifications au plan local n'affectent que des écosystèmes locaux, des populations et des individus. Si un seuil de tolérance d'un système est dépassé par des changements qualitatifs ou si le flux énergétique devient insuffisant, ce système ne peut qu'évoluer ou disparaître; on ne saurait dire actuellement si la complexité ou la simplicité du système le rendent plus apte à résister à une telle contrainte. L'extinction sera d'autant plus probable que les perturbations seront plus drastiques dans le temps. Au contraire, la résistance ou la survie d'une espèce ou d'un écosystème sera d'autant plus grande que leur répartition géographique sera plus large et/ou que leur intervalle de tolérance vis-à-vis des facteurs externes évoluera en s'accroissant dans le temps, indépendamment de la complexité.

C'est donc le taux de survie (et corrélativement le taux d'extinction d'une espèce et d'un écosystème), et non le taux de spéciation (contrairement à une hypothèse récente [12]), qui est directement proportionnel à l'histoire évolutive de la complexité de la biosphère pour un intervalle donné d'espace et de temps. Mais, nous verrons plus loin que ceci n'exclut pas que le taux de spéciation puisse être régulé par la biosphère.

5. Il n'y a pas antinomie entre l'extinction d'une espèce ou d'un écosystème, au cours du temps « géologique », et la spéciation; en général, on ne fait que constater l'une et l'autre. La spéciation d'une structure dissipatrice dépend de deux ensembles de facteurs, les uns internes, liés aux caractéristiques de la structure elle-même, et les autres externes influençant directement les précédents ([6], [9], [16]). Les caractères responsables de la spéciation d'un système écologique sont similaires à ceux d'un système biologique (énoncés pour l'espèce [16]) : morphologique, physiologique, comportemental, génotypique). Dans les systèmes écologiques, ce dernier n'est exprimé que par les systèmes biologiques. Ainsi, la spéciation peut se produire aux seuls niveaux individu-niche ou population-niche pour aboutir soit à une nouvelle espèce, soit à un nouvel écosystème; les facteurs externes proviendront du ou des systèmes englobants et/ou voisins. Dès lors, l'influence de la biosphère n'intervient que *pro parte* sous forme d'isolation ou de complexité géographique (tectonique des plaques, modifications des climats, ...).

L'hypothèse ([16]; voir aussi point 4) devient alors : pour un intervalle donné de temps et d'espace, le taux de spéciation d'un système est directement proportionnel à l'histoire évolutive du ou des systèmes voisins et/ou qui l'englobent. Un système non-en équilibre évolue dans le temps et dans l'espace et le taux de spéciation du système sera essentiellement fonction des facteurs locaux, tant internes qu'externes. La survie du nouveau dème dans la biosphère devient alors fonction de sa capacité de conquête spatiale dans les conditions de son émergence.

En résumé, l'approche de l'évolution des structures dissipatrices biologiques et écologiques par la théorie des systèmes non-en équilibre doit se faire par niveau : un système écologique est en effet d'autant plus ouvert que la place occupée par le ou les systèmes

biologiques est moindre (depuis la niche individuelle jusqu'à la biosphère), et donc que les facteurs abiotiques y jouent un rôle plus important (devenant même prédominant dans la biosphère). L'analyse d'un système biologique ne pourra se faire et son évolution ne pourra être comprise que dans le cadre du ou des systèmes qui l'englobent (*fig.*) et inversement. Les notions d'espèce et d'écosystème devraient conduire les biologistes, écologistes, paléontologues, à développer leur problématique sur les bases de cette nouvelle approche de l'évolution.

Remise le 7 janvier 1985.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] J. B. DE LAMARCK, *Phil. Zool.*, Schleicher Frères, 1907, p. 1-410.
- [2] C. DARWIN, *On the origin of species ...*; J. Murray, 1859, p. 1-490.
- [3] W. HENNIG, *Phylogenetic systematics*, Univ. Illinois Press, 1966, p. 1-263.
- [4] I. PRIGOGINE, G. NICOLIS et A. BABLOYANTZ, *Physics Today*, 25, 1972, p. 23-28 et p. 38-44.
- [5] I. PRIGOGINE, *Science*, 201, 1978, p. 777-785.
- [6] E. O. WILEY et D. R. BROOKS, *Syst. Zool.*, 31, (1), 1982, p. 1-24.
- [7] E. O. WILEY et D. R. BROOKS, *Syst. Zool.*, 32, (2), 1983, p. 209-219.
- [8] I. PRIGOGINE et J. M. WAIME, *Experientia*, 2, 1946, p. 451-453.
- [9] L. JOHNSON, *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 38, 1981, p. 571-590.
- [10] J. PICARD, *Téthys*, 11, (3-4), 1985 (sous presse).
- [11] K. MÖBIUS, *Die Auster und die Austerwirthschaft*, Hempel-Parey, 1877, p. 1-126.
- [12] E. J. TRAMER, *Ecology*, 50, 1967, p. 927-929.
- [13] A. G. TANSLEY, *Ecology*, 16, 1935, p. 284-307.
- [14] N. ELDREDGE et J. CRACRAFT, *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*, Columbia Univ. Press, 1980, p. 1-349.
- [15] E. O. WILEY, *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*, J. Wiley et Sons, 1981, p. 1-439.
- [16] J. CRACRAFT, *Syst. Zool.*, 31, (4), 1982, p. 348-365.

*Station marine d'Endoume, U.A. C.N.R.S. n° 41,  
rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.*